动 物 学 研 究 2013，Aug. 34(4): 387−391 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research DOI:10.11813/j.issn.0254-5853.2013.4.0387

不同生境下青海湖裸鲤（*Gymnocypris przewalskii*）两亚种鳃形态差异及其功能适应

张仁意[1,2]，李国刚[1,2]，张存芳[1]，汤永涛[1]，赵 凯[1,*]

1. 中国科学院西北高原生物研究所 高原生物适应与进化重点实验室，青海 西宁 810001
2. 中国科学院大学，北京 100049

摘要：该研究比较观察青海湖裸鲤（*Gymnocypris przewalskii*）两亚种（青海湖裸鲤指名亚种（*Gymnocypris przewalskii przewalskii*）和青海湖裸鲤甘子河亚种（*Gymnocypris przewalskii ganzihonensis*））鳃的形态及显微结构。结果显示，指名亚种的第一鳃弓鳃耙数多、密集且较长，而甘子河亚种则耙数少、稀疏且短；两者的鳃丝间距及鳃小片间距无明显差异，指名亚种的鳃丝较长；指名亚种扁平上皮细胞形态以不规则椭圆形为主，鳃丝表面有黏液细胞，其上分布的氯细胞数量多于甘子河亚种，而甘子河亚种扁平上皮细胞的形态以六边形为主，鳃丝表皮未观察到黏液细胞。由此推测，青海湖裸鲤两亚种鳃形态的差异与其食性和栖息环境相适应。

关键词：青海湖裸鲤；鳃；生境；扫描电镜；功能适应
中图分类号：Q959.46+8 **文献标志码**：A **文章编号**：0254-5853-(2013)04-0387-05

Morphological differentiations of the gills of two *Gymnocypris przewalskii* subspecies in different habitats and their functional adaptations

Ren-Yi ZHANG[1,2], Guo-Gang LI[1,2], Cun-Fang ZHANG[1], Yong-Tao TANG[1], Kai ZHAO[1,*]

1. *Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining* 810001*, China*
2. *University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049*, China*

Abstract: Gill morphologies of two subspecies of *Gymnocypris przewalskii* (*Gymnocypris przewalskii przewalskii* and *Gymnocypris przewalskii ganzihonensis*) in different habitats were analyzed under scanning electron microscope. Results indicated that *G. p. przewalskii* had numerous long and dense-lined gill rakers while *G. p. ganzihonensis* had few short and scatter-lined gill rakers. There were no significant differences in distance between gill filaments (DBF) and distance gill lamella (DBL) between the two subspecies, but gill filaments of *G. p. przewalskii* were longer than in *G. p. ganzihonensis*. The electron microscopic study indicated that the pavement epithelium cells of *G. p. przewalskii* were well defined as irregular ovals, but were hexagonal in *G. p. ganzihonensis*. Moreover, *G. p. przewalskii* had more chloride cells than *G. p. ganzihonensis,* and mucous cells were only found on the surface of gill filaments of *G. p. przewalskii*. The morphological differences between the two subspecies of *G. przewalskii* are adaptations to their corresponding diets and habitats.

Keywords: *Gymnocypris przewalskii*; Gill; Habitat; Scanning electron microscope; Functional adaptation

青海湖裸鲤（*Gymnocypris przewalskii*）隶属鲤形目（Cypriniformes）鲤科（Cyprinidae）裂腹鱼亚科（Schizothoracinae）裸鲤属（*Gymnocypris*），分布于中国青海湖及其附属水系，为高原低温盐碱性水域经济鱼类（Chen & Cao, 2000; Wu & Wu, 1992）。Zhu & Wu（1975）的考察认为，甘子河曾经流向青海湖，两者之间逐渐强化的沙丘阻隔，使得分布在甘子河的青海湖裸鲤分化并适应新的环境，并根据鳃耙和口裂等特征，将分布于甘子河的裸鲤定为青海湖裸鲤甘子河亚种（*Gymnocypris przewalskii ganzihonensis*）。青海湖裸鲤指名亚种（*Gymnocypris przewalskii przewalskii*）与甘子河亚种的生存环境差

收稿日期：2013-04-01；接受日期：2013-05-10
基金项目：国家自然科学基金（30970341，31172070）；中国科学院知识创新工程重要方向（KSCX2-YW-N-101）
*通信作者（Corresponding author），E-mail: zhaokai@nwipb.ac.cn
第一作者简介：张仁意，男，硕士研究生；研究方向为鱼类功能基因组学；E-mail: zhangrenyi456@163.com

异较大，青海湖高碱、高盐，水生饵料匮乏，而甘子河则属淡水环境，底栖生物和藻类丰富（Wang, 1975; Wood et al, 2007; Zhu & Wu, 1975）。

鳃为多功能组织器官，在渗透压和离子浓度调节中起主导作用；同时，也是鱼类进行气体交换、酸碱调节和氨氮排泄的重要组织（Evans et al, 2005）；在某些鱼类中，还具过滤食物的作用。已有研究表明，大多数硬骨鱼类鳃的基本结构相似，但由于不同种类鱼的生活环境及生活习性不同，鳃耙和鳃丝超微结构差异较大（Rajbanshi, 1977; Whitehead et al, 2011; Yang et al, 2003）。Cao & Wu（1962）及 Wu & Wu（1987）认为，裂腹鱼亚科鱼类为适应特定环境条件，在形态结构上发生的适应性变化与其生理机能及生活习性的变化一致。国内、外对鱼类鳃的形态与功能适应性进行了大量研究（Hou et al, 2006; Hughes, 1966; Wright, 1974），但未见青藏高原鱼类相关报道。本研究以不同生境下的青海湖裸鲤两亚种为研究对象，观察和比较两者在鳃形态上的差异，探讨形态与环境的适应性关系。

1 材料方法

1.1 研究对象

青海湖裸鲤指名亚种（*n*=35）及甘子河亚种（*n*=32）于 2012 年 6 月分别采集于青海湖和甘子河（表 1），从中各选 5 尾健康且体重相近个体用于扫描电镜分析，其余用于鳃丝和鳃耙统计分析。同时，分别测定采集点经纬度、海拔、pH 和水中主要离子浓度等（表 1）。

1.2 扫描电镜预处理及观察

由活体试验鱼取下整个鳃，取下左侧第二鳃弓上的部分鳃丝，生理盐水漂洗，放入由 0.1 mol/L 磷酸缓冲液配制的 2.5%戊二醛（pH 7.4，4 ℃）中固定 12 h；0.1 mol/L 磷酸缓冲液（pH 7.4）冲洗 3 次，每次 15 min；1% 锇酸固定，4 ℃保存 2 h；0.1 mol/L 磷酸缓冲液冲洗 3 次，每次 15 min；50%~100%乙醇逐级脱水，醋酸异戊酯置换乙醇，常规临界干燥，真空离子镀膜；扫描电镜（JSM-6610）下观察和拍照。

表 1 青海湖和甘子河主要参数比较

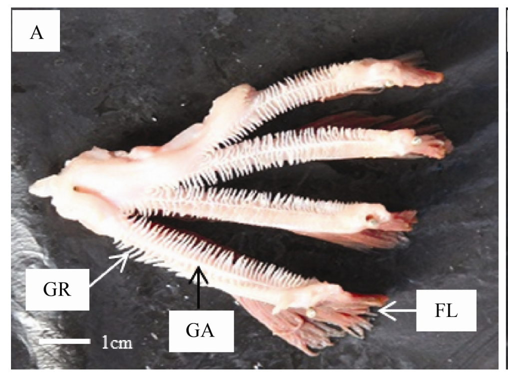
Table 1 Principal characteristics of Lake Qinghai and Ganzi River

	青海湖 Lake Qinghai	甘子河 Ganzi River
经纬度 Latitude and Longitude	N37°03'; E100°26'	N37°11'; E100°37'
海拔 Altitude （m）	3 198	3 200
离子浓度 Ions Concentration （mg/L）		
Na^+	4375.74	39.17
K^+	161.15	3.38
Mg^{2+}	836.48	42.12
Cl^-	6 428.40	33.49
SO_4^{2-}	2 216.73	39.17
pH	9.2	8.2
盐度 Salinity (g/L)*	13~17	0.66

*Liu et al, 2008; Research Centre of Resources and Environment of Wsetern China; Lanzhou Branch; Chinese Academy of Sciences, 1994.

1.3 鳃耙和鳃丝计数与测量

掀开鳃盖骨取下左侧第一鳃弓，观察并记录内、外侧鳃耙数目，用游标卡尺测量外鳃耙最长鳃耙长、最宽鳃耙间距、最长鳃丝长和最宽鳃丝间距（mean±*SD*），其余数据根据扫描电镜照片所示的比例用 Image J 软件测量，所有数据采用 SPSS 17.0 软件包处理。



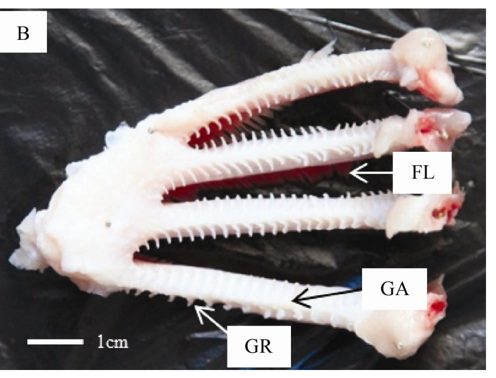


图 1 青海湖裸鲤指名亚种（*G. p. przewalskii*）（A）和甘子河亚种（*G. p. ganzihonensis*）（B）鳃的形态比较

Figure 1 Morphological comparison of gills of *G. p. przewalskii* (A) and *G. p. ganzihonensis* (B)

GA：鳃弓；GR：鳃耙；FL：鳃丝。GA: Gill arch; GR: Gill raker; FL: Gill filament.

2 结　果

2.1　鳃形态观察及统计分析

两亚种的鳃耙均呈杆状，平行排列在鳃弓一侧，鳃耙长短不一，靠近上、下鳃骨的鳃耙较短，中间的较长。指名亚种鳃耙数多、较长且间距较小，甘子河亚种鳃耙数较少、短且间距大。两亚种第一鳃弓内、外鳃耙数及长度差异均极显著（$P<0.01$），间距差异显著（$P<0.05$）。

两亚种的鳃丝均呈细条形，紧密、平行排列于鳃弓另一侧；鳃丝长短不一致，边缘短，中间长。指名亚种鳃丝长（8.17±1.95）mm，鳃丝间距（373.77±37.22）μm，鳃小片间距 41~51 μm，每毫米鳃丝具 19~26 个鳃小片。甘子河亚种鳃丝长（6.39±0.45）mm，鳃丝间距（368.50±30.12）μm，鳃小片间距 43~49 μm，每毫米鳃丝具 22~24 个鳃小片。两亚种鳃丝长度差异显著（$P<0.05$），鳃丝间距差异不显著（$P>0.05$）。（图 1，表 2）

2.2　鳃丝表面超微结构

鳃丝表皮由扁平上皮细胞、氯细胞及粘液细胞组成。其中，扁平上皮细胞占多数。扫描电镜观察结果表明，两亚种扁平上皮细胞表面均具微嵴且呈线条型。其中，指名亚种扁平上皮细胞形态以不规则椭圆形为主，而甘子河亚种则以不规则六边形为主，伴有四边形和五边形；指名亚种氯细胞数量明显多于甘子河亚种，且开口直径较大；黏液细胞主要可根据其环形开口和排出的黏液物质来识别，超微结构显示其位于扁平上皮细胞之间，指名亚种鳃丝表面具黏液细胞，但在甘子河亚种鳃丝表面未观察到（图 2）。

表 2　青海湖裸鲤指名亚种（*G. p. przewalskii*）和甘子河亚种（*G. p. ganzihonensis*）鳃的测量结果

Table 2　Gill measurements of *G. p. przewalskii* and *G. p. ganzihonensis*

	青海湖裸鲤指名亚种 *G. p. przewalskii*	青海湖裸鲤甘子河亚种 *G. p. ganzihonensis*	*P* 值 *P* value
鳃丝长 GFL（mm）	8.17±1.95	6.39±0.45	<0.05
鳃丝间距 DBF (μm)	373.77±37.22	368.50±30.12	>0.05
外鳃耙数 OGN	27.60±3.93	17.37±1.69	<0.01
内鳃耙数 IGN	44.57±4.60	26.30±2.69	<0.01
鳃耙长 GRL (mm)	2.96±0.46	1.63±0.28	<0.01
鳃耙间距 DBR (μm)	630.97±10.02	802.25±10.02	<0.05

GFL: Gill filament length; DBF: Distance between gill filament; OGN: Outer gill raker number; IGN: Inner gill raker number; GRL: Gill raker length; DBR: Distance between gill raker.

3 讨　论

鳃耙是鱼类的滤食器官，亦有保护鳃丝的作用。一般来说，以浮游生物为食的鱼类鳃耙数目较多，致密细长，排列整齐，便于滤取食物；以底栖生物为食的鱼类鳃耙短而疏，数目较少（Amundsen et al, 2004; Kumari et al, 2005; Tanaka et al, 2006）。Wang（1975）及 Zhu & Wu（1975）的研究表明，青海湖裸鲤指名亚种为杂食性，既食浮游生物，也食着生藻类和丝状藻类等，甘子河亚种主要食着生性的蓝藻类和硅藻类，也食水生昆虫。本研究结果显示指名亚种鳃耙数多、密集且较长，而甘子河亚种鳃耙数少、稀疏且短，这可能是由于两亚种在不同生境下摄取的主要食物不同，促使了鳃耙在形态上的适应性分化。指名亚种的鳃耙特征有利于其过滤浮游生物，以适应青海湖浮游生物缺乏的水体环境。

鳃丝是鳃的重要组成部分，每一条鳃丝又含有众多鳃小片，鳃小片表面凹凸不平，具嵴、沟及坑等结构，有利于气体和离子交换（Huang et al, 2005）。Qin et al（2010）利用常规组织学石蜡切片技术和 HE 染色，定性、定量分析青海湖裸鲤鳃的组织学结构，发现鳃丝内部含有大量血管和毛细血管，为其更好适应高原低氧水环境提供了组织学基础。Matey et al（2008）发现，低氧处理后，扫描电镜下，青海湖裸鲤鳃的形态变化幅度低于金鱼（*Carassius auratus*）和鲫鱼（*Carassius auratus*），这可能与其所生存的高海拔低氧环境及生活习性有关。本研究结果表明，指名亚种与甘子河亚种的每毫米鳃丝含有的鳃小片数及鳃小片间隔相差不大，但指名亚种的鳃丝较甘子河亚种为长，这可能有利于其充分与水接触并减慢水体通过鳃的速度，从而加强气体交换，以适应青海湖高盐、低氧的水体环境。

氯细胞在硬骨鱼类渗透调节和离子平衡中发挥重要作用（Foskett & Scheffey, 1982）。Wang & Hu（2009）研究了不同盐度下鲈鱼（*Lateolabrax japonicus*）稚鱼鳃的显微结构，发现鳃的结构随水体盐度不同而变化，其中，氯细胞的结构和数量变化是与鲈鱼稚鱼所处的环境相适应。青海湖的离子浓度和盐度偏高，是典型的咸水湖，而甘子河的离子浓度和盐度特征更接近于淡水。生活在高盐度水环境指名亚种的氯细胞表现典型的海水型氯细胞特征，而生活在甘子河的甘子河亚种的氯细胞则表

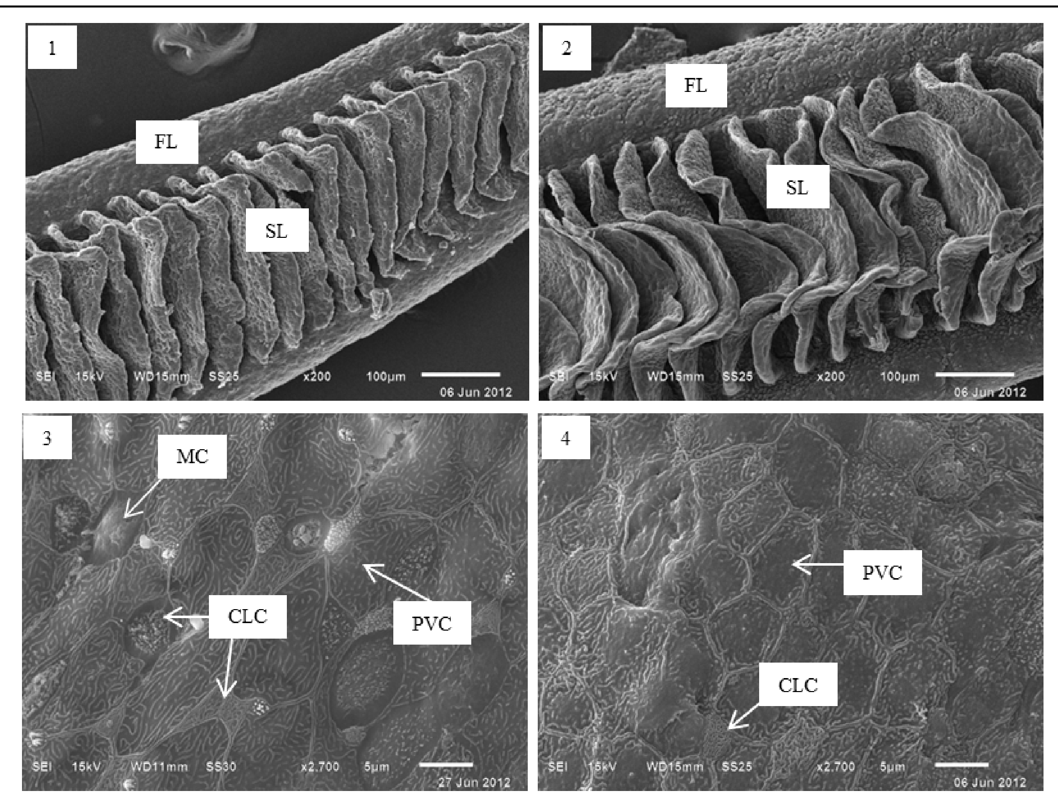


图 2 青海湖裸鲤指名亚种（*G. p. przewalskii*）和甘子河亚种（*G. p. ganzihonensis*）扫描电镜结果

Figure 2 Scanning electron microscopy of *G. p. przewalskii* and *G. p. ganzihonensis* gills

1. 青海湖裸鲤指名亚种鳃丝和鳃小片；2. 青海湖裸鲤甘子河亚种鳃丝和鳃小片；3. 青海湖裸鲤指名亚种鳃丝表面；4. 青海湖裸鲤甘子河亚种鳃丝表面。FL：鳃丝；SL：鳃小片；CLC：氯细胞；MC：粘液细胞；PVC：扁平上皮细胞。

1. Part of gill filament and secondary gill lamellae for *G. p. przewalskii*; 2. Part of gill filament and secondary gill lamellae for *G. p. ganzihonensis*; 3. Surface architecture of gill filaments for *G. p. przewalskii*; 4. Surface architecture of gill filaments for *G. p. ganzihonensis*. FL: Gill filament; SL: Secondary gill lamellae; CLC: Chloride cell; MC: Mucous cell; PVC: Pavement cell.

现典型的淡水型氯细胞特征，且前者鳃丝表面分布的氯细胞数量多于后者。可见，氯细胞形态和数量可作为鱼类响应不同盐度水环境的指标。

本研究结果表明青海湖裸鲤指名亚种和甘子河亚种鳃形态的差异与其功能适应一致。研究青藏高原复杂的水文结构和独特的气候环境对鱼类形态特征所进行的强烈选择，有助于了解青藏高原特有物种的适应性进化及物种形成。

参考文献：

Amundsen PA, Bøhn T, Vaga GH. 2004. Gill raker morphology and feeding ecology of two sympatric morphs of european whitefish (*Coregonus Lavaretus*). *Annales Zoologici Fennici,* **41**(1): 291-300.

Cao WX, Wu XW. 1962. An investigation of the fish biology and fishery problems in Ganze-Apa region of western Szechwan Province. *Acta Hydrobiologica Sinica,* (2): 79-111. [曹文宣, 伍献文. 1962. 四川西部甘孜阿坝地区鱼类生物学及渔业问题. 水生生物学集刊, (2): 79-111.]

Chen YF, Cao WX. 2000. Schizothoracinae. *In*: Yue PQ. Fauna Sinica, Osteichthyes, Cypriniformes II. Beijing: Science Press, 273-335. [陈毅峰, 曹文宣. 2000. 裂腹鱼亚科. 见：乐佩琦. 中国动物志: 硬骨鱼纲鲤形目(下卷). 北京：科学出版社, 273-335.]

Evans DH, Piermarini PM, Choe KP. 2005. The multifunctional fish gill: dominant site of gas exchange, osmoregulation, acid-base regulation, and excretion of nitrogenous waste. *Physioogical Reviews,* **85**(1): 97-177.

Foskett JK, Scheffey C. 1982. The chloride cell: definitive identification as the salt-secretory cell in teleosts. *Science,* **215**(4529): 164-166.

Hou JL, Chen LQ, Zhuang P, Zhang LZ, Tian HJ, Wang W, Yan WG. 2006. Structural changes of chloride cells in gills epithelia of juvenile *Acipenser schrenckii* acclimated to various salinities. *Journal of Fisheries of China,* **30**(3): 316-322. [侯俊利, 陈立侨, 庄平, 章龙珍, 田宏杰, 王伟, 闫文罡. 2006. 不同盐度驯化下施氏鲟幼鱼鳃泌氯细胞结构的变化. 水产学报, **30**(3): 316-322.]

Huang JH, Li JE, Liu C, Ou YJ. 2005. A scanning electron microscopical observation of the gills of *Epinephelus fario* (Thunberg) and *Siniperca kneri* Garman. *Zoological Research,* **26**(1): 82-88. [黄建华, 李加儿, 刘匆, 区又君. 2005. 鲑点石斑鱼和大眼鳜鳃的扫描电镜观察. 动物学研究, **26**(1): 82-88.]

Hughes GM. 1966. The dimensions of fish gills in relation to their function.

The Jounal of Experiment Biology, **45**(1): 177-195.

Kumari U, Yashpal M, Mittal S, Mittal AK. 2005. Morphology of the pharyngeal cavity, especially the surface ultrastructure of gill arches and gill rakers in relation to the feeding ecology of the catfish *Rita rita* (Siluriformes, Bagridae). *Journal of Morphology,* **265**(2): 197-208.

Liu WG, Liu ZH, Fu MY, An ZH. 2008. Distribution of the C_{37} tetra-unsaturated alkenone in Lake Qinghai, China: a potential lake salinity indicator. *Geochimica Et Cosmochimica Acta,* **72**(3): 988-997.

Matey V, Richards JG, Wang YX, Wood CM, Rogers J, Davies R, Murray BW, Chen XQ, Du JZ, Brauner CJ. 2008. The effect of hypoxia on gill morphology and ionoregulatory status in the Lake Qinghai scaleless carp, *Gymnocypris przewalskii*. *The Jounal of Experiment Biology,* **211**(7): 1063-1074.

Qin GX, Wei Q, Yu JQ. 2010. Histological characterization muscular and gill of *Gymnocypris przewalskii*. *Journal of Qinghai University; Nature Science,* **28**(2): 4-7. [秦桂香, 魏青, 余家庆. 2010. 青海湖裸鲤肌肉和鳃组织结构特征. 青海大学学报: 自然科学版, **28**(2): 4-7.]

Rajbanshi VK. 1977. The architecture of the gill surface of the catfish, *Heteropneutes fossilis* (Bloch): SEM study. *Journal of Fish Biology,* **10**(4): 325-329.

Research Centre of Resources and Environment of Wsetern China; Lanzhou Branch; Chinese Academy of Sciences. 1994. Evolution and prediction of the modern environmental of Lake Qinghai. Beijing: Science Press, 10-19. [中国科学院兰州分院, 中国科学院西部资源环境研究中心. 1994. 青海湖近代环境的演化和预测. 北京: 科学出版社, 10-19.]

Tanaka H, Aoki I, Ohshimo S. 2006. Feeding habits and gill raker morphology of three planktivorous pelagic fish species off the coast of northern and western Kyushu in summer. *Journal of Fish Biology,* **68**(4): 1041-1061.

Wang JL. 1975. Studies on the diet of *Gymnocypris przewalakii przewalakii*. *In*: Qinghai Institute of Biology. Ichthyofauna of Lake Qinghai and Biology of *Gymnoypris przewalskii* (Cyprinidae). Beijing: Science Press, 27-36. [王基琳. 1975. 青海湖裸鲤食性的研究. 见：青海省生物研究所. 青海湖地区的鱼类区系和青海湖裸鲤的生物学. 北京: 科学出版社, 27-36.]

Wang Y, Hu XC. 2009. Microscopical observation on the gill structure of juvenile *Lateolabrax japonicus* under different salinities. *Marine Sciences,* **33**(12): 138-142. [王艳, 胡先成. 2009. 不同盐度下鲈鱼稚鱼鳃的显微结构观察. 海洋科学, **33**(12): 138-142.]

Whitehead A, Roach JL, Zhang SJ, Galvez F. 2011. Genomic mechanisms of evolved physiological plasticity in killifish distributed along an environmental salinity gradient. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,* **108**(15): 6193-6198.

Wood CM, Du JZ, Rogers J, Brauner CJ, Richards JG, Semple JW, Murray BW, Chen XQ, Wang YX. 2007. Przewalski's naked carp (*Gymnocypris przewalskii*): an endangered species taking a metabolic holiday in Lake Qinghai, China. *Physiological and Biochemical Zoology,* **80**(1): 59-77.

Wright DE. 1974. Morphology of the gill epithelium of the lungfish, *Lepidosiren paradoxa*. *Cell and Tissue Research,* **153**(3): 365-381.

Wu YF, Wu CZ. 1992. The Fishes of the Qinghai-Xizang Plateau. Chengdu: Sichuan Publishing House of Science & Technology. [武云飞, 吴翠珍. 1992. 青藏高原鱼类. 成都: 四川科学技术出版社.]

Wu YF, Wu CZ. 1987. Notes on fishes in Huanghe drainage of Qinghai Province. *Acta Biologica Plateau Sinica,* **7**: 141-153. [武云飞, 吴翠珍. 1987. 青海省黄河鱼类及其区系分析. 高原生物学集刊, **7**: 141-153.]

Yang XF, Xie CX, Yang RB. 2003. Comparison on the morphology of feeding apparatus of six piscivorous fishes in Liangzi lake. *Journal of Huazhong Agricultural University,* **22**(3): 257-259. [杨学芬, 谢从新, 杨瑞斌. 2003. 梁子湖 6 种凶猛鱼摄食器官形态学的比较. 华中农业大学学报, **22**(3): 257-259.]

Zhu SQ, Wu YF. 1975. Studies on the ichthyofauna of Lake Qinghai. *In*: Qinghai Institute of Biology. Ichthyofauna of Lake Qinghai and Biology of *Gymnoypris przewalskii* (Cyprinidae). Beijing: Science Press, 9-26. [朱松泉, 武云飞. 1975. 青海湖地区鱼类区系的研究. 见：青海省生物研究所. 青海湖地区的鱼类区系和青海湖裸鲤的生物学. 北京: 科学出版社, 9-26.]